

Die morphologische Gliederung des *Erebia melampus*-Komplexes, nebst Beschreibung zweier neuer Unterarten : *Erebia melampus semisudetica* ssp.n. und *Erebia sudetica belledonnae* ssp.n. (Lepidoptera, Satyridae)

Frans CUPEDO

Processieweg 2, NL-6243 BB Geulle, Niederlande

Summary

A morphological analysis of the *Erebia melampus* complex, with the descriptions of two new subspecies : *Erebia melampus semisudetica* ssp.n. and *Erebia sudetica belledonnae* ssp.n. (Lepidoptera, Satyridae) : A quantitative analysis of the differences between *Erebia melampus* (Fuesslin, 1775) and *Erebia sudetica* Staudinger, 1861 reveals the existence of three morphologically different groups within the *E. melampus* complex, referred to as the *sudetica* group, the *melampus* group and the *momos* group. Statistically, the differences are highly significant. The *momos* group is morphologically largely intermediate between that of *sudetica* and *melampus*, but in some characters it is extremely close to *sudetica*. A short series, however, is sufficient for a clear diagnosis. Typical *momos* Fruhstorfer, 1910 are dark, and poorly marked. There exist, however, brightly coloured and heavily marked populations, which are hardly distinguishable from *sudetica* without examination of the genitalia (ssp. *semisudetica* ssp.n.). *E. sudetica* has its main distribution outside the Alps. Alpine populations are found in the Bernese Alps (ssp. *inalpina* Warren) and in the French Alps (ssp. *belledonnae* ssp.n.). There is no evidence of any sympatric occurrence of *sudetica* and *melampus*, nor of *sudetica* and *momos*. *E. melampus* is confined to the western Alps, *momos* to the eastern Alps. Where they meet there is, at least in the Ortler Alps, a relatively narrow zone of intermixing. This situation is typical for taxa coming into secondary contact after a period of (glacial) isolation and differentiation. Hence it follows that the differentiation of the *momos*-group took place at the latest during the Würm glaciation. For lack of evidence on sympatric occurrence or hybridisation it is impossible to conclude on the degree of speciation, and thus on the systematic rank of the taxa concerned. Therefore, nomenclature has been left as it was, the subspecies of the *momos*-group being handled as if they were subspecies of *melampus*, and *sudetica* as if it were a distinct species.

Zusammenfassung

Aus einer quantitativen Analyse der klassischen Unterscheidungsmerkmale von *Erebia melampus* (Fuesslin, 1775) und *Erebia sudetica* Staudinger, 1861 geht

hervor, daß der *E. melampus*-Komplex sich in drei morphologische Gruppen gliedern läßt, die als *sudetica*-Gruppe, *melampus*-Gruppe und *momos*-Gruppe bezeichnet werden. Die Unterschiede sind statistisch in hohem Maße signifikant. Die *momos*-Gruppe hält morphologisch die Mitte zwischen den beiden anderen. In einigen Merkmalen steht sie *sudetica* sehr nah. Anhand einer kleinen Stichprobe ist sie jedoch eindeutig zu erkennen. Typische *momos* Fruhstorfer, 1910 sind düster und arm gezeichnet. Es gibt aber Populationen die so lebhaft und reich gezeichnet sind, daß sie nach ihren Flügelmerkmalen kaum von *sudetica* zu unterscheiden sind (*semisudetica* ssp.n.). Die Verbreitung von *sudetica* ist größtenteils extra-alpin, mit alpinen Enklaven in den Berner Alpen (ssp. *inalpina* Warren) und in den französischen Alpen (ssp. *belledonnae* ssp.n.). Gegenüber *melampus* und *momos* ist sie völlig allopatrisch. *E. melampus* ist auf die Westalpen, *momos* auf die Ostalpen beschränkt. Wenigstens an einer Stelle (Ortler-Alpen) hat sich eine schmale Mischzone gebildet. Die Situation ist typisch für einen sekundären, postglazialen Kontakt nach einer (glazialen) Isolation. Die Differenzierung der *momos*-Gruppe muß also spätestens während des Würm-Glazials stattgefunden haben. Da es keine Angaben über Sympatrie oder Hybridisation gibt, ist der spezifische Differenzierungsgrad der drei Gruppen nicht festzustellen und ist eine taxonomische Einstufung grundsätzlich unmöglich. Deshalb wird nomenklatorisch jetzt nichts geändert. Die Unterarten der *momos*-Gruppe werden nomenklatorisch als Unterarten von *melampus*, *sudetica* dagegen als eine distinkte Spezies behandelt.

Résumé

L'analyse statistique des caractères distinctifs entre *Erebia melampus* (Fuesslin, 1775) et *Erebia sudetica* Staudinger, 1861 révèle qu'il existe en fait trois groupes morphologiques dans le complexe d'*E. melampus* s.l., nommés respectivement «groupe *sudetica*», «groupe *melampus*» et «groupe *momos*». Ce dernier est largement intermédiaire entre *melampus* et *sudetica* ; d'après quelques caractères alaires il est très proche de *sudetica*. En examinant un petit nombre d'individus, on arrive cependant à une détermination certaine. Les *momos* Fruhstorfer, 1910 typiques sont d'une couleur foncée, tandis que le dessin des ailes est relativement réduit. Mais il existe dans ce groupe des populations à couleur vive, aux ailes bien ornées et qui d'après leur dessin se distinguent à peine de *sudetica* (ssp. *semisudetica* ssp.n.). *E. sudetica* est répandu surtout en dehors des Alpes, les seules populations alpines se trouvant dans les Alpes Bernoises (ssp. *inalpina* Warren) et dans les Alpes de l'Isère et de Savoie (ssp. *belledonnae* ssp.n.). Il n'y a pas de preuve de cohabitation de *sudetica* et *melampus*, ni de *sudetica* et *momos*. *E. melampus* est répandu dans les Alpes occidentales, *momos* dans les Alpes orientales. Sur la ligne de contact, il existe, localement du moins, une zone relativement étroite de mélange ; situation typique qui se présente quand deux taxa, après une période de différenciation en isolation (glaciaire), se rencontrent secondairement. Faute de preuve de cohabitation ou d'hybridation, il est impossible de déterminer le degré de différenciation spécifique, et par conséquent d'établir le statut

taxinomique des groupes. Pour cette raison, la nomenclature est maintenue inchangée, c'est-à-dire que les sous-espèces du groupes *momos* sont traitées comme si elles étaient des sous-espèces de *melampus*, et *sudetica* comme une espèce distincte.

Einleitung

Schon 1861 erkannte Staudinger, daß im *Erebia melampus*-Komplex zumindest zwei morphologische Gruppen vertreten sind, die wir jetzt als *Erebia melampus* (Fuesslin, 1775) und *Erebia sudetica* Staudinger, 1861 kennen. Letztere wurde als eine geographische Varietät beschrieben, eine Kategorie, die man jetzt als Subspezies bezeichnet (ICZN, 1985 : 45g). Sie wurde von Warren (1949) aus typologischen Gründen zu einer selbständigen Art erhoben. De Lesse, Vertreter einer biologischen Art-auffassung, wies schon bald danach darauf hin, daß Warrens Argumentation aus dieser Sicht unzulänglich sei (de Lesse, 1951a,b). Trotzdem wurde dessen Auffassung von späteren Autoren fast ausnahmslos übernommen (Forster & Wohlfahrt, 1976 ; Gonseth, 1987 ; Higgins, 1975 ; Higgins & Riley, 1980 ; Kudrna, 1986). Das ist verständlich, denn man ist seitdem allgemein davon ausgegangen, daß der *E. melampus*-Komplex immer eindeutig in zwei Gruppen aufzuteilen ist und daß beide Taxa in den Berner Alpen sympatrisch vorkommen (Forster & Wohlfahrt, 1976 ; Bretherton, 1966). Damit stünde die artliche Selbständigkeit von *sudetica* außer Zweifel. Diese beiden Annahmen, obwohl generell akzeptiert, sind aber nie richtig überprüft worden.

Mittlerweile hat sich herausgestellt, daß in den Berner Alpen kein sympatrisches Vorkommen vorliegt (siehe weiter im Text). Bezüglich der eindeutigen Trennbarkeit ist schon lange bekannt, daß die spezifischen Merkmale von *E. melampus* in den Ostalpen weniger ausgeprägt sind als in den Westalpen (Hoffmann & Klos, 1914). Mehr oder weniger *sudetica*-ähnliche Merkmale machen dort eine sichere Bestimmung oft unmöglich. Stangelmaier (1979) stellte die Population des Nockgebietes (Gurktaler Alpen) sogar zu *E. sudetica*. Die einfache Tatsache, daß dies seitdem weder bestätigt noch widerlegt werden konnte, zeigt, daß damit der Zweifel nicht beseitigt war.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Variationsbreite der Unterscheidungsmerkmale von *E. melampus* und *E. sudetica* bei möglichst vielen Populationen zu bestimmen, um feststellen zu können, ob die übliche Zweiteilung des *E. melampus*-Komplexes überhaupt beibehalten werden kann.

Material und Methoden

Material

Von 1658 männlichen Tieren wurden die Flügelmerkmale gemessen ; von 1032 die Genitalmerkmale. Für Herkunft und Größe der Stichproben siehe Abb. 1 und Tabelle 1. Weil viele Tiere bezüglich der unter-

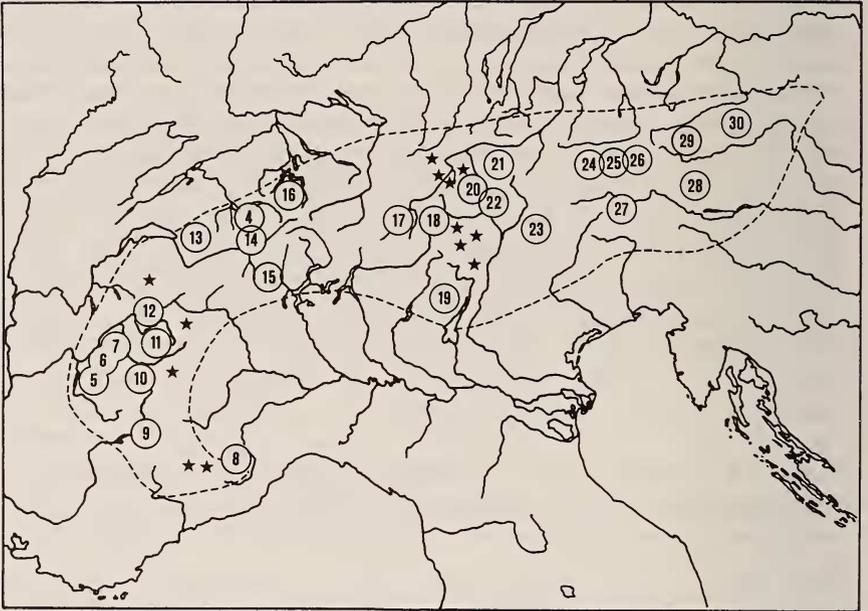


Abb. 1. Herkunft der untersuchten alpinen Populationen. Für die Bezeichnung der Nummern, siehe Tabelle 1. Von den mit einem * versehenen Lokalitäten wurden nur kleine Serien berücksichtigt, die nicht statistisch ausgewertet wurden.

suchten Merkmale asymmetrisch sind, wurden immer die rechten Flügel und Valven gemessen. Die Weibchen sind außer Betracht gelassen, weil einige Unterscheidungsmerkmale sich nur auf männliche Tiere beziehen und außerdem relativ wenig Weibchen zur Verfügung standen.

Valvenmorphologie

Die Valven bestehen bei dieser Gruppe aus einem breiten, hohlen, proximalen Teil und einem schmalen, massiven, distalen Teil (Abb. 2). Auf

Tabelle 1.

Herkunft und Größe der Stichprobe, und einige Meßwerte.

Nfl = Zahl der untersuchten Tiere (Flügelmerkmale). Ngen = Idem (Genitalmerkmale).
 O₆ = Frequenz der Ozelle in Zelle 6 der Vfl.Os. F₁ = Frequenz des Flecks in Zelle
 1c der Hfl.Us. V = Valvenindex (Populationsmittelwert).

* = In der Stichprobe nur einmal vertreten.

Lokalität	Nfl.	Ngen	O ₆ (%)	F ₁ (%)	V
1. Altvater, CZ, Sudeten.	103	51	84.3	90.3	67
2. Retezat, Romania, S. Karpaten.	24	21	54.2	83.3	67
3. Puy Mary, F, Zentralmassiv.	69	45	52.9	69.6	66
4. Grindelwald, CH, Berner A.	197	50	76.3	28.9	68
5. La Morte, F, Taillefer.	48	47	68.1	37.5	68
6. Rivier d'Allemont, F, Belledonne.	89	69	48.9	68.9	67
7. La Toussuire, F, Arvan.	136	65	24.4	19.1	68
8. Terme di Valdieri, I, A. marit.	31	30	0	0	69
9. Risoul, F, Cottische A.	58	40	0	*	69
10. Col du Lautaret, F, Dauphiné.	16	18	0	0	67
11. Pralognan, F, Vanoise	67	51	0	*	67
12. Col de Roselend, F, Beaufortin.	18	17	0	*	67
13. Col de la Croix, CH, Berner A.	16	16	0	0	66
14. Baltschiedertal, CH, Berner A.	42	40	0	0	67
15. Laquintal, CH, Walliser A.	25	38	0	0	68
16. Klewenalp, CH, Vierwaldst. A.	20	20	0	0	66
17. St. Moritz, CH, Engadin.	61	40	0	0	67
18. Solda, I, Ortler A.	15	15	0	0	67
19. Daone, I, Adamello.	29	29	0	0	68
20. Vent, Sölden, A, Ötztaler A.	57	38	14.0	3.5	66
21. Neustift, A, Stubai A.	80	40	77.5	17.5	65
22. Schnalstal, I, Ötztaler A.	17	16	0	0	66
23. P. Pordoi, P. Gardena, I, Dolomiten.	146	50	12.4	*	67
24. Kals am Gr. Gl., A, Hohe Tauern.	38	34	*	0	66
25. Heiligenblut, A, Hohe Tauern.	49	40	0	0	67
26. Mallnitz, A, Hohe Tauern.	14	13	14.3	0	66
27. Plöckenpass, Nassfeldpass, A, Karnische A.	29	37	13.8	0	66
28. Turracher Höhe, A, Gurktaler A.	100	40	47.4	23.7	67
29. Schladming, A, Niedere Tauern.	28	22	39.3	21.4	66
30. Knittelfeld, A, Niedere Tauern.	36	0	44.4	25.0	—

der dorsalen Seite befinden sich die Zähne, oft in mehreren Reihen. Besonders ausgeprägt sind die der äußeren Reihe, die ich als Lateralzähne bezeichne. Sie sind lateral angesetzt, spitz-kegelförmig und stark chitinisiert (Abb. 3). Im allgemeinen sind sie größer als die dorsal angesetzten Dorsalzähne. Im proximalen Valvenabschnitt nähern sie sich dem dorsalen Valvenrand; dort unterscheiden sie sich nur noch durch ihre Form von den Dorsalzähnen. Nach Warren (1961) unterscheiden sich *E. melampus* und *E. sudetica* in der Zahl, der Anordnung und der Länge der Valvenzähne.

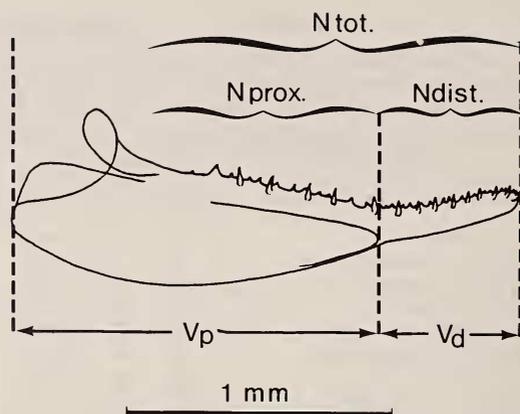


Abb. 2. Valve von *Erebia melampus* s.l., schematisch.
Erklärung im Text (Gemessene Merkmale, a-c).

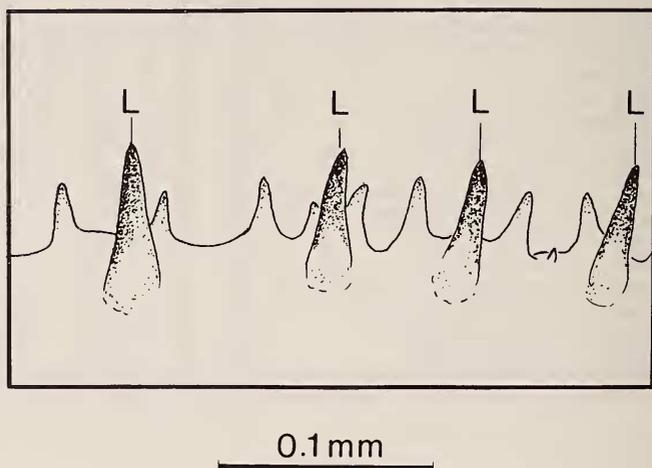


Abb. 3. Valve, vergrößerter Ausschnitt. L = Lateralzahn.

Flügelmerkmale

Vorderflügel und Hinterflügel tragen oberseits und unterseits eine Reihe von Postdiscalflecken, die auf den Vorderflügeln zu einer Längsbinde verschmolzen sind, und die teilweise mit einer schwarzen, nie weiß-punktierte Ocelle versehen sind.

Nach Warren (1949) hat *E. melampus* auf der Hinterflügelunterseite weniger Flecke als *E. sudetica*, und niemals eine Ocelle in Zelle 6 der Vorderflügeloberseite; der Fleck in Zelle 4 der Hinterflügel ist, im Gegensatz zu *E. sudetica*, wurzelwärts verlagert (siehe Abb. 4).

Gemessene Merkmale

- a. Die Zahl der Lateralzähne (Nlat) und der Dorsalzähne (Ndors) sowohl im proximalen als auch im distalen Valvenabschnitt. Daraus ergeben sich die Zahl der proximalen Zähne (Nprox), der distalen Zähne (Ndist) und die Gesamtzahl (Ntot). Siehe Abb. 2. Es wurde die Ratio proximal/distal (P/D-Ratio) der Lateralzähne, der Dorsalzähne und aller Zähne berechnet.
- b. Die Länge der ersten 10 Lateralzähne auf der proximalen Seite, und ihr Mittelwert (L). Weil der Zahnansatz nicht genau festzustellen ist, wurde nicht die wirkliche Länge gemessen, sondern der Teil über dem dorsalen Valvenrand.
- c. Die Länge des proximalen und des distalen Valvenabschnitts (Vp und Vd, Abb. 2), aus der der Valvenindex, $V = V_p \cdot 100 / (V_p + V_d)$ berechnet wurde.
- d. Die auf der Vorderflügeloberseite vorhandenen Ocellen. Daraus ergibt sich die Frequenz jeder Ocelle in der Population (O_2 bis O_6 = Frequenz der Ocelle in Zelle 2 bis 6).

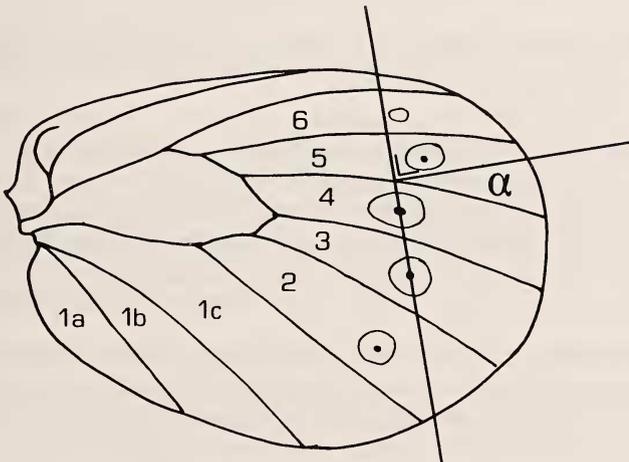


Abb. 4. Hinterflügeloberseite, mit dem gemessenen Winkel alpha.

e. Die auf der Hinterflügelunterseite vorhandenen Bindenflecke. Daraus ergibt sich F_1 (Frequenz des Flecks in Zelle 1c) bis F_6 .

f. Als Maß der Wurzelwärtsverschiebung des Postdiskalflecks in Zelle 4 wurde auf der Hinterflügeloberseite der Winkel (α) gemessen zwischen Ader 5 und der Senkrechten auf der Verbindungslinie von Ocelle 3 und 4. (Siehe Abb. 4).

Methode

a, b und c wurden mit einem Monokularmikroskop gemessen; a bei einer Vergrößerung von $400\times$. Auch die kleinen, sich überlagernden Zähne in der Spitzenregion der Valven können so gut gezählt werden; b unter Verwendung eines Okularmikrometers, Vergrößerung $400\times$; c: wie b, jedoch Vergrößerung $100\times$; d und e wurden mit dem bloßen Auge bestimmt, und f mit einem Stereomikroskop, unter Verwendung eines Okulargradbogens mit Segmenten von 5° , mit durchfallendem Licht. Vergrößerung $20\times$. Hierzu wurden die Flügel mit 96% Ethanol befeuchtet.

Ergebnisse

In Tabelle 1 sind die O_6 , F_1 und V-Werte eingetragen; in Tabelle 2 bis 7 die Variation der gemessenen Valvenmerkmale, und in Tabelle 8 die des Winkels α . Die alpinen *melampus*-Populationen (8 bis 30) sind von Westen nach Osten angeordnet.

Folgendes ist aus den Tabellen sofort ersichtlich:

a. Die Merkmalverteilungen (und damit ihre Mittelwerte) lassen einen Sprung zwischen den Populationen 19 und 20 (Ortler-Alpen und Ötztaler Alpen) erkennen.

b. Die Populationen 20 bis 30 unterscheiden sich nicht nur von den westalpinen *melampus*-Populationen, sondern auch von *E. sudetica*. Ganz deutlich geht das aus Abb. 5 hervor, in der die Variation der Valvenmerkmale und des Winkels α graphisch dargestellt ist, und aus Tabelle 9, in die die Mittelwerte und Standardabweichungen der gemessenen und berechneten Werte pro Gruppe eingetragen sind.

Offensichtlich läßt sich also der *E. melampus*-Komplex nicht in zwei, sondern in drei morphologische Gruppen aufgliedern: eine *sudetica*-Gruppe, eine Gruppe westalpiner *melampus*-Populationen und eine Gruppe ostalpiner Populationen. Weil nominotypische *E. melampus* der westlichen Gruppe angehören, nenne ich diese die *melampus*-Gruppe. Die östliche Gruppe werde ich weiterhin als die *momos*-

Tabelle 2
Gesamtzahl der Valvenzähne (Ntot)

Lok.	11 bis 15	16 bis 20	21 bis 25	26 bis 30	31 bis 35	36 bis 40	41 bis 45	46 bis 50	51 bis 55	56 bis 60	61 bis 65	66 bis 70	71 bis 75	76 bis 80	M	SD
1		4	11	19	15	2									27.8	5.03
2		2	3	11	4	1									27.5	4.52
3		1	8	21	11	4									29.3	4.39
4	1	5	28	14	2										24.1	3.66
5		4	21	16	4	2									26.3	4.47
6		4	14	32	17	2									28.0	3.95
7		5	15	26	15	4									28.0	4.88
8					3	1	2	7	9	2	4	1	1		51.5	9.62
9						3	4	11	7	6	6	3			52.5	8.39
10				1	2	2	3	6	3	1					44.5	8.33
11				1	4	8	14	14	8	2					44.7	6.67
12						4	8	3	2						43.7	4.98
13					1	2	5	2	1	4	1				48.1	8.35
14					2	8	13	11	5			1			44.8	6.32
15						2	4	12	9	8	2			1	51.8	7.31
16						1	2	4	5	6	2				52.8	6.99
17						6	6	11	9	4	3	1			49.5	7.76
18					2	1	3	2	3	1	3				48.0	9.37
19						3	5	5	12	2		1	1		50.5	7.65
20			3	9	14	9	3								33.2	5.51
21			1	19	7	7	6								32.7	5.49
22			1	4	5	5	1								32.8	5.19
23				1	8	5	2	2	1						37.8	6.76
24				4	10	9	9	2							37.2	5.05
25			5	2	12	15	5	1							34.8	6.33
26				4	1	5	2	1							36.2	5.82
27			1	6	18	8	2	2							34.6	5.10
28				9	12	12	4	2	1						35.9	6.22
29				6	8	7	1								34.1	4.71

Gruppe bezeichnen (¹). Erst in der Diskussion werde ich auf ihren taxonomischen Status eingehen. Zunächst soll festgestellt werden, inwiefern die untersuchten Merkmale voneinander unabhängig sind, inwiefern die Unterschiede signifikant sind, und inwiefern es möglich ist, Populationen und Einzeltiere der drei Gruppen voneinander zu unterscheiden.

Unabhängigkeit der Merkmale

Von vornherein war klar, daß nicht alle untersuchten Valvenmerkmale unabhängig voneinander variieren. Welche Merkmale sich gegenseitig beeinflussen, kann aber erst hinterher festgestellt werden.

(¹) *momos* Fruhstorfer, 1910 ist der älteste Name, der innerhalb dieser Gruppe verfügbar ist. Locus Typicus : Dolomiten.

Tabelle 3
Zahl der Lateralzähne (Nlat)

Lok.	7 bis 8	9 bis 10	11 bis 12	13 bis 14	15 bis 16	17 bis 18	19 bis 20	21 bis 22	23 bis 24	25 bis 26	M	SD
1	1	3	11	15	16	5					13.8	2.18
2			5	12	4						13.2	1.33
3			1	15	16	11	2				15.3	1.83
4		7	14	23	6						12.7	1.66
5		1	9	24	9	4					13.9	1.74
6		2	5	31	21	9	1				14.6	1.77
7	1	1	11	20	24	7	1				14.3	2.11
8				3	5	15	3	3	1		17.5	2.38
9			5	4	12	11	7	1			16.2	2.35
10			3	6	2	6	1				15.1	2.55
11		1	5	11	14	15	4	1			15.8	3.11
12				5	7	4	1				15.5	1.50
13			1	3	6	6					15.9	1.73
14			3	10	18	7	2				15.3	1.83
15			1	4	17	13	3				16.1	1.70
16				3	8	8	1				16.2	1.71
17				2	14	18	4	1	1		16.9	1.89
18			1	4	6	3					15.3	1.78
19			1	8	12	6	1	1			15.6	1.83
20			6	16	10	4	2				14.5	2.02
21			7	7	12	12	2				15.1	2.20
22			1	10	4	1					14.3	1.25
23				6	8	3	2				15.7	1.74
24				9	15	8	2				15.7	1.69
25		1	2	5	23	7	2				15.5	2.01
26				2	7	3	1				16.3	1.42
27		1	3	15	12	5	1				14.5	1.85
28			2	11	15	9	3				15.5	2.01
29			1	5	11	5					14.4	1.44

— Zahl der Zähne : Nlat und Ndors sind zwei voneinander unabhängig meßbare Größen. (Was nicht heißt, daß ihre Werte nicht korreliert sein können.) Weil jedoch die Zahl der Lateralzähne bei den drei Gruppen fast gleich ist (Tabelle 9), variiert Ntot zwangsläufig mit Ndors. Ntot ist also kein unabhängiges Merkmal.

— Anordnung der Zähne : Zahlenmäßig sind Nprox und Ndist von Ntot (also von Nlat und Ndors) abhängig. Die Ratio Nprox/Ndist (P/D-Ratio) ist das aber nicht. Diese gibt Information über die Anordnung der Zähne. Weil Zahl und P/D-Ratio der Lateralzähne nur wenig variieren, ist aber die gesamt-P/D-Ratio von der P/D-Ratio der Dorsalzähne abhängig.

Tabelle 4
Zahl der Dorsalzähne (Ndors)

Lok.	1 bis 5	6 bis 10	11 bis 15	16 bis 20	21 bis 25	26 bis 30	31 bis 35	36 bis 40	41 bis 45	46 bis 50	51 bis 55	56 bis 60	M	SD
1		12	19	15	5								14.1	4.24
2		5	8	7	1								14.3	4.04
3		9	23	10	3								13.9	3.67
4	2	15	28	4	1								11.4	3.35
5		15	24	7	1								12.5	3.49
6		17	35	16	1								13.4	3.29
7	2	13	29	16	5								13.8	4.12
8				4	1	2	12	6	2	2	1		34.0	8.58
9					2	7	11	6	9	4	1		36.4	7.75
10			1		5	3	5	4					29.4	7.03
11			1	3	7	20	16	2	2				28.9	5.55
12					5	7	4		1				28.2	4.84
13				1	2	6	2	2	2		1		32.2	8.70
14					11	13	9	6		1			29.5	5.73
15					1	8	12	9	6	1		1	35.7	6.94
16					1	3	4	6	5	1			36.6	6.09
17				3	6	7	9	9	4	2			32.6	7.10
18				1	3	3	4		2	2			32.7	8.30
19					2	6	4	13	2	1	1		35.0	6.78
20		3	5	18	10	1	1						18.7	4.76
21		1	14	14	10	1							17.5	4.51
22		2	2	8	3	1							18.5	4.72
23			2	7	5	3	11	1					22.1	5.06
24			4	11	12	6	1						21.5	4.60
25		2	6	15	12	5							19.3	5.38
26			3	4	3	3							20.0	5.42
27			4	19	10	2	2						20.0	4.57
28			9	13	12	4		2					20.4	5.56
29			6	7	8	1							18.6	4.22

— Länge der Zähne : Die mittlere Länge aller Zähne wird stark durch die Ratio Lateralzähne/Dorsalzähne mitbestimmt, weil letztere kleiner sind. Die mittlere Länge der ersten zehn Lateralzähne ist davon aber unabhängig.

Praktischer Wert der Unterscheidungsmerkmale

— Zahl der Zähne : Der Unterschied der Zahl der Lateralzähne ist für praktische Zwecke zu gering und würde große Stichproben erfordern. Theoretisch wäre also Ndors als Unterscheidungskriterium zu wählen. Aus praktischen Gründen ist aber Ntot zu bevorzugen, weil

Tabelle 5
Zahl der Proximalzähne (Nprox)

Lok.	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	M	SD
	bis 2	bis 4	bis 6	bis 8	bis 10	bis 12	bis 14	bis 16	bis 18	bis 20	bis 22	bis 24	bis 26	bis 28	bis 30		
1		6	25	16	4											6.1	1.49
2			3	5	11	2										6.7	1.55
3			4	27	13	1										6.0	1.24
4	1	11	28	10												5.3	1.41
5		7	277	11	2											5.9	1.41
6		3	29	30	7											6.7	1.46
7	1	8	27	24	5											6.2	1.68
8							1	1	5	6	6	4	5		2	19.5	4.48
9						1	1	2	4	10	6	5	2	33	4	20.6	4.70
10					1	3	3	2	3	5	1					15.9	3.51
11			1	1	3	9	13	10	6	7	1					14.4	3.32
12				1	1	3	6	5	1							13.3	2.29
13				1	2	1	7	2		3						13.8	3.43
14					1	7	8	10	9	2	1	1	1			15.4	3.25
15				1	1	5	10	8	7	1	4				1	15.5	3.86
16					1	2	1	6	5	4			1			16.8	3.77
17					5	5	9	8	8	2	3					14.9	3.42
18					2	2	7	2	2							13.5	2.31
19						1	1	4	8	4	7	2	1	1		19.2	3.49
20		2	13	15	7		1									7.1	1.90
21		6	21	9	3	1										6.1	1.65
22		1	7	6		2										7.2	1.94
23		1	2	11	3	1	1									8.0	1.76
24			8	17	7	2										7.7	1.62
25		3	6	11	16	3	1									8.2	2.18
26				6	5			1	1							9.5	3.39
27		1	12	13	6	3	1	1								7.7	2.41
28		1	6	16	8	5	2	2								8.7	2.64
29			5	8	8	1										8.1	2.01

diese ohne jegliche Erfahrung im Unterscheiden von Lateral- und Dorsalzähnen leicht zu bestimmen ist.

— Anordnung der Zähne : Die Anordnung der Zähne auf der Valve wird vor allem von der P/D-Ratio der Dorsalzähne bestimmt. Es ist jedoch weitaus einfacher, die Gesamtzahl der Proximalzähne zu bestimmen. Diese wird zwar mitbestimmt von 1. Zahl und P/D-Ratio der Lateralzähne, und 2. Zahl der Dorsalzähne, aber effektiv hat nur diese letzte Zahl Einfluß auf das Ergebnis, und zwar in dem Sinne, daß dadurch der Unterschied zwischen den drei Gruppen hervorgehoben wird. (Siehe Tabelle 9.) Der Vorteil ist, daß Nprox einfach und schnell zu bestimmen ist.

Tabelle 6
Zahl der Distalzähne (Ndist)

Lok.	6 bis 10	11 bis 15	16 bis 20	21 bis 25	26 bis 30	31 bis 35	36 bis 40	41 bis 45	46 bis 50	51 bis 55	M	SD
1		6	13	25	7						21.7	4.01
2		2	8	9	2						20.8	3.69
3			11	24	9	1					23.2	3.87
4	1	4	33	12							18.8	3.11
5		3	25	12	7						20.5	3.83
6		2	25	34	8						21.3	3.28
7		5	19	27	14						21.8	4.12
8			3	1	7	12	4	2	1		32.0	7.00
9			1	1	14	15	7	2			32.0	4.68
10			1	4	5	7	1				28.6	5.57
11			1	6	18	19	7				30.3	4.65
12					11	5	1				30.4	3.40
13				1	4	4	3	4			34.3	5.92
14				7	20	11	1	1			29.4	4.32
15					5	13	12	7	1		36.3	4.94
16					3	6	7	3	1		36.0	4.73
17				4	7	11	11	7			34.6	6.19
18				3	2	3	4	1	2		34.5	7.86
19			1	4	7	12	4	1			31.3	5.40
20			4	13	16	5					26.1	4.36
21			4	15	12	9					26.5	4.65
22			2	6	5	3					25.6	4.27
23				6	6	3	3	1			28.4	4.55
24				6	14	10	4				29.5	4.27
25			7	8	17	6	2				26.6	5.11
26				4	8	1					26.8	4.15
27			1	13	19	2	1	1			26.9	4.32
28			1	15	15	7	2				27.2	4.45
29			2	7	11	2					26.1	3.69

— Länge der Zähne : Das Bestimmen der mittleren Länge der Lateralzähne ist arbeitsintensiv, liefert aber ein brauchbares Kriterium zur Unterscheidung von *sudetica* und *momos*.

Signifikanz der Unterschiede

Für jedes der quantitativ variablen Merkmale (Genitalmerkmale und alpha) und für die daraus berechnete P/D-Ratios wurden die Gesamtfrequenzkurven der *sudetica*-Gruppe, der *momos*-Gruppe und der *melampus*-Gruppe paarweise miteinander verglichen und es wurde die Wahrscheinlichkeit (p), daß es sich um zwei Stichproben der gleichen Population handle, mit dem t-Test von Student berechnet. Die p-Werte

Tabelle 7

Mittlere Länge der ersten zehn Lateralzähne (L), in Mikrometern

Lok.	16 bis 20	21 bis 25	26 bis 30	31 bis 35	36 bis 40	41 bis 45	46 bis 50	51 bis 55	56 bis 60	61 bis 65	66 bis 70	71 bis 75	76 bis 80	M	SD
1					5	16	17	8	5					47.1	5.60
2						1	4	4	7	3	2			55.2	6.56
3					2	8	11	18	5	1				50.4	5.58
4						3	14	13	14	5	1			53.5	5.82
5						2	5	18	15	7				55.2	4.66
6						5	4	17	25	16	1	1		56.4	5.75
7					2	6	16	19	14	8				52.9	6.12
8		4	13	10	3									30.5	4.52
9		1	8	16	12	3								34.4	4.69
10			1	8	7	2								35.5	4.17
11			3	14	16	10	4	2	1	1				39.3	7.12
12			4	4	7	2								35.4	4.92
13		2	2	3	6	2	1							35.2	6.02
14		2	4	13	14	6	1							35.7	5.24
15			4	13	14	5	1	1						36.3	5.30
16		2	2	5	6	5								35.6	6.72
17		2	4	15	13	6								35.1	4.69
18			1	1	5	5	1	1		1				42.1	8.41
19		6	8	7	6	2								31.4	5.61
20			1	2	12	15	6	2						41.8	4.41
21				2	11	13	14							43.0	4.42
22				1	6	6	3							40.8	4.38
23			5	4	6	2	2							35.9	4.72
24			1	4	11	13	5							40.0	4.64
25				6	11	10	11	2						41.9	5.98
26			1		7	3	1	1						40.3	5.23
27				2	8	10	14	2	1					44.4	5.62
28			1	5	16	11	7							40.4	4.71
29			1	2	7	6	2	3	1					42.3	7.16

sind in Tabelle 9 eingetragen. Bei einem Signifikanzniveau von 5% (1,67% nach Durchführung der Bonferroni-Korrektur) erweist sich *melampus* in allen studierten Merkmalen signifikant von *sudetica* und *momus* verschieden. *Momus* unterscheidet sich in Zahl und Länge der Valvenzähne signifikant von *sudetica*, nicht jedoch in deren Anordnung (P/D-Ratio). Die Anordnung der Hinterflügelflecke (alpha) ist bei allen drei Gruppen signifikant verschieden.

Vergleich der *melampus*-Gruppe und der *sudetica*-Gruppe

Es sind diese Gruppen, die Warren vor Augen hatte als er *sudetica* in den Artrang erhob. Sie zu unterscheiden, war eigentlich nie ein

Tabelle 8

Winkel alpha, in Graden. Erklärung : siehe Abb. 4

Lok.	-10 bis -5	-5 bis 0	0 bis 5	5 bis 10	10 bis 15	15 bis 20	20 bis 25	25 bis 30	30 bis 35	M	SD
1		3	12	47	38	3				8.6	3.9
2			2	7	14	1				10.4	3.5
3			4	13	33	7				11.3	3.8
4			22	80	88	7				9.5	3.7
5	1	1	11	22	12	1				7.3	4.4
6		1	4	26	47	11				11.0	3.9
7			22	54	48	11	1			9.4	4.4
8					3	15	10	2		19.3	3.8
9					11	26	18	3		18.6	4.1
10						4	10	2		21.9	3.0
11					14	35	14	4		18.1	4.0
12				1	3	5	8	1		18.9	4.9
13						10	5	1		19.7	3.1
14					8	22	10	2		18.2	3.9
15						6	14	4	1	22.5	3.7
16					2	9	8	1		19.5	3.7
17					1	11	33	15	1	22.8	3.7
18				1	6	8				14.8	3.1
19					13	9	1			14.9	2.9
20			4	14	14	2				9.6	3.9
21			8	28	26	10	1			10.3	4.5
22			3	3	7	4				11.0	5.1
23			3	31	56	27	3			12.3	4.1
24			2	12	16	8				11.5	4.2
25			3	11	29	6				11.4	3.7
26				3	9	2				12.1	3.0
27			2	5	15	6	1			12.3	4.5
28		1	8	31	37	8				10.0	4.2
29			4	9	9	1				9.0	4.0

Problem. In allen untersuchten Merkmalen unterscheiden sie sich signifikant (siehe Tabelle 9). Jetzt, da von einer dritten Gruppe die Rede ist, sollen die Unterschiede aber klar definiert werden.

Unterschiede

— Zahl der Zähne : Ntot ist bei *melampus* um 78%, Ndors sogar um 146% größer als bei *sudetica*.

— Anordnung der Zähne : Die P/D-Ratio der Dorsalzähne ist bei *melampus* um 225% größer als bei *sudetica*, Nprox um 266%. Aus Tabelle 1 (unter V) geht hervor, daß dies nicht durch eine größere Länge des proximalen Valvenabschnitts verursacht wird.

Tabelle 9

Links : Mittelwert (M) und Ratio proximal/distal (P/D) der gemessenen Valvenmerkmale und des Winkels alpha, pro Gruppe. SD = Standardabweichung
 Rechts : Aus Student's t-Test hervorgehende p-Werte bei paarweisen Vergleich der drei Gruppen

Gruppe	N	Sud 348	Mom 330	Mel 354	Sud/Mel P	Sud/Mom P	Mom/Mel P																																																																																																								
Ntot	M	27.3	34.9	48.7	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	4.7	5.8	8.3					P/D	0.29	0.29	0.51	<0.01 %	100 %	<0.01 %	SD	0.08	0.08	0.14	Nlat	M	14.0	15.2	16.0	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	2.0	1.9	2.3		P/D	0.46	0.46	0.53	<0.01 %	100 %	<0.01 %	SD	0.14	0.12	0.16	Ndors	M	13.3	19.7	32.7	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.8	5.1	7.5		P/D	0.16	0.18	0.52	<0.01 %	3.8 %	<0.01 %	SD	0.13	0.12	0.21	Nprox	M	6.1	7.7	16.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	1.5	2.3	4.3	Ndist	M	21.2	27.2	32.4	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.9	4.6	5.9	L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	6.5	5.7	6.3	Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %
	P/D	0.29	0.29	0.51	<0.01 %	100 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	0.08	0.08	0.14				Nlat	M	14.0	15.2	16.0	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	2.0	1.9	2.3		P/D	0.46	0.46	0.53	<0.01 %	100 %	<0.01 %	SD	0.14	0.12	0.16	Ndors	M	13.3	19.7	32.7	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.8	5.1	7.5		P/D	0.16	0.18	0.52	<0.01 %	3.8 %	<0.01 %	SD	0.13	0.12	0.21	Nprox	M	6.1	7.7	16.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	1.5	2.3	4.3	Ndist	M	21.2	27.2	32.4	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.9	4.6	5.9	L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	6.5	5.7	6.3	Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	4.1	4.3	4.4								
Nlat	M	14.0	15.2	16.0	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	2.0	1.9	2.3					P/D	0.46	0.46	0.53	<0.01 %	100 %	<0.01 %	SD	0.14	0.12	0.16	Ndors	M	13.3	19.7	32.7	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.8	5.1	7.5		P/D	0.16	0.18	0.52	<0.01 %	3.8 %	<0.01 %	SD	0.13	0.12	0.21	Nprox	M	6.1	7.7	16.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	1.5	2.3	4.3	Ndist	M	21.2	27.2	32.4	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.9	4.6	5.9	L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	6.5	5.7	6.3	Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	4.1	4.3	4.4																				
	P/D	0.46	0.46	0.53	<0.01 %	100 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	0.14	0.12	0.16				Ndors	M	13.3	19.7	32.7	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.8	5.1	7.5		P/D	0.16	0.18	0.52	<0.01 %	3.8 %	<0.01 %	SD	0.13	0.12	0.21	Nprox	M	6.1	7.7	16.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	1.5	2.3	4.3	Ndist	M	21.2	27.2	32.4	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.9	4.6	5.9	L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	6.5	5.7	6.3	Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	4.1	4.3	4.4																																
Ndors	M	13.3	19.7	32.7	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	3.8	5.1	7.5					P/D	0.16	0.18	0.52	<0.01 %	3.8 %	<0.01 %	SD	0.13	0.12	0.21	Nprox	M	6.1	7.7	16.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	1.5	2.3	4.3	Ndist	M	21.2	27.2	32.4	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.9	4.6	5.9	L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	6.5	5.7	6.3	Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	4.1	4.3	4.4																																												
	P/D	0.16	0.18	0.52	<0.01 %	3.8 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	0.13	0.12	0.21				Nprox	M	6.1	7.7	16.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	1.5	2.3	4.3	Ndist	M	21.2	27.2	32.4	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.9	4.6	5.9	L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	6.5	5.7	6.3	Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	4.1	4.3	4.4																																																								
Nprox	M	6.1	7.7	16.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	1.5	2.3	4.3				Ndist	M	21.2	27.2	32.4	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	3.9	4.6	5.9	L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	6.5	5.7	6.3	Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	4.1	4.3	4.4																																																																				
Ndist	M	21.2	27.2	32.4	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	3.9	4.6	5.9				L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	6.5	5.7	6.3	Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	4.1	4.3	4.4																																																																																
L	M	53.0	40.9	35.5	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	6.5	5.7	6.3				Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %	SD	4.1	4.3	4.4																																																																																												
Alpha	M	9.6	11.1	19.3	<0.01 %	<0.01 %	<0.01 %																																																																																																								
	SD	4.1	4.3	4.4																																																																																																											

— Zahnlänge : Die mittlere Länge der Lateralzähne (L) ist bei *sudetica* um 47% größer als bei *melampus*.

— Die Kurven des Winkels alpha überschneiden sich im Bereich von 10-20°. Die Hälfte aller *melampus*-Werte liegt darüber, die Hälfte aller *sudetica*-Werte darunter.

— Die Frequenz von O₆ variiert bei *sudetica* je nach Population von 24%-84%. Bei *melampus* wurde dieses Merkmal kein einziges Mal festgestellt. (Siehe Tabelle 1).

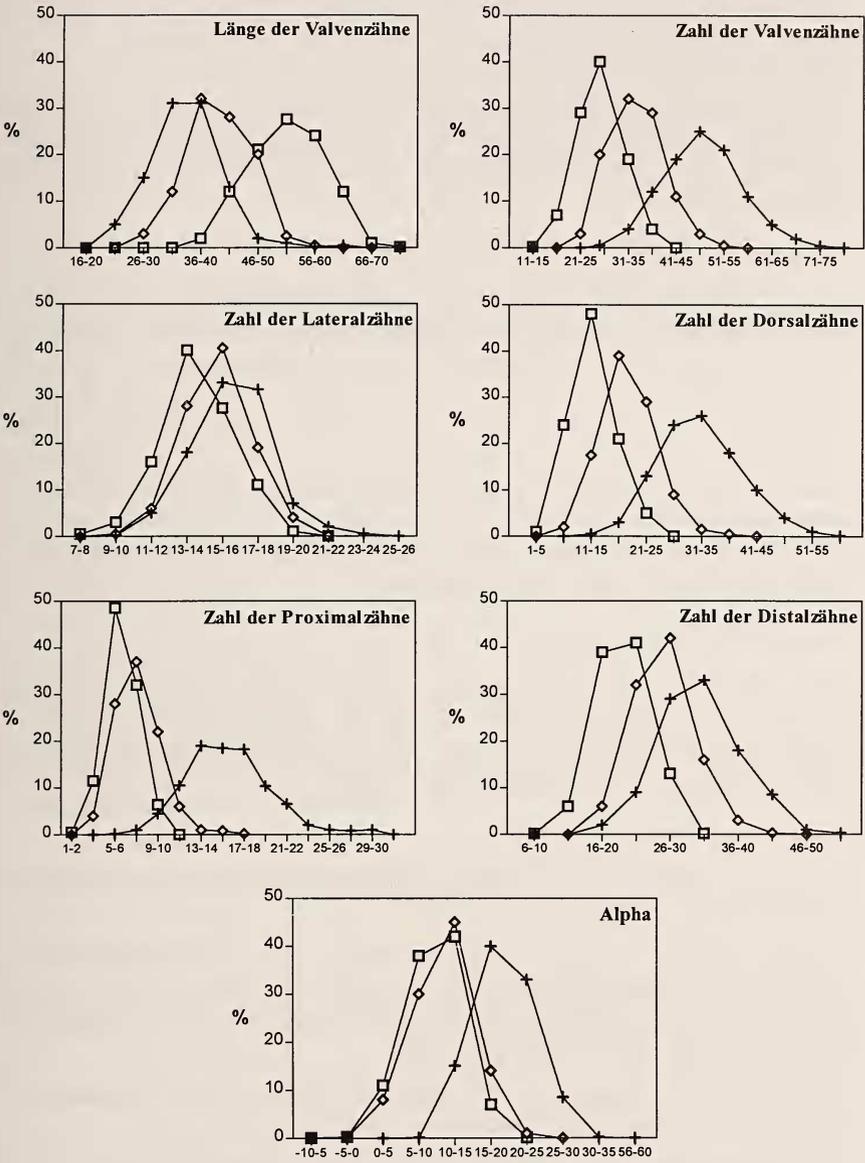


Abb. 5. Variationskurven der gemessenen Merkmale, pro Gruppe.
 □ = *E. sudetica* ; + = *E. melampus* ; ◇ = *E. momos*.

— Auf der Hinterflügelunterseite bildet nur F_1 ein zuverlässiges Unterscheidungsmerkmal. Bei *sudetica* ist dieser Fleck in allen Populationen vorhanden (19%-90%), bei *melampus* wurde er nur in drei Populationen einmal gefunden.

— Die Variationsbreite der meisten Valvenmerkmale ist bei *melampus* größer als bei *sudetica*. Letztere ist also, in dieser Hinsicht, die homogenere Gruppe, was bemerkenswert ist, weil ihr Areal am stärksten disjunkt ist.

Trennbarkeit

Zusammenfassend kann man sagen, daß die von Warren (1936 ; 1949 ; 1961) beschriebenen Unterscheidungsmerkmale reell sind (allerdings nur in bezug auf diese beiden Gruppen), aber nicht absolut : für jedes Merkmal gibt es Tiere, die nicht zu bestimmen sind, die sog. Partialübergänge sensu Lorkovic (Lorkovic, 1938-42 ; 1953 ; Sijaric, 1980). Unter allen untersuchten *sudetica* fand ich jedoch nur 11 Totalübergänge, in der *melampus*-Gruppe keinen einzigen. Das heißt, daß auf Grund der untersuchten Merkmale nicht nur jede Population, sondern auch 98,4% der Einzeltiere mit Sicherheit entweder als *sudetica* oder als *melampus* bezeichnet werden können.

Die momos-Gruppe

Zuerst fällt auf, daß die *momos*-Gruppe in ihren quantitativ variablen Merkmalen genauso einheitlich ist wie die beiden anderen Gruppen. Die Merkmalverteilungen stimmen aber weder mit denen von *sudetica* noch mit denen von *melampus* ganz überein.

Unterschiede

— Zahl der Zähne. Sowohl Nlat als Ndors sind intermediär zwischen *melampus* und *sudetica*.

— Anordnung der Zähne : In der P/D-Ratio der Lateralzähne unterscheiden sich *momos* und *sudetica* nicht ; in der P/D-Ratio der Dorsalzähne unterscheiden sie sich nicht signifikant. Der Unterschied gegenüber *melampus* ist dagegen groß.

— Die mittlere Länge der Lateralzähne hält die Mitte zwischen der von *sudetica* und der von *melampus*.

— Die Anordnung der Flecke auf den Hinterflügeln ist fast wie bei *sudetica*.

— F_1 . Bei sieben der untersuchten Populationen (Nr. 20, 22-27) fehlt dieser Fleck fast immer. Bei vier Populationen dagegen zeigt eine

beträchtliche Zahl der Falter (17%-25%) dieses Merkmal. Diese Frequenzen sind immerhin niedrig im Vergleich zu denen der *sudetica*-Gruppe.

— O₆. In den vier obenerwähnten Populationen (21, 28, 29, 30) weist auch ein hoher Prozentsatz (>35%) der Tiere die Ocelle in Zelle 6 der Vorderflügeloberseite auf. In den übrigen Populationen ist die Frequenz weitaus geringer (<15%), oder fehlt die Ocelle ganz (Tabelle 1).

Zusammenfassend: in einigen Merkmalen (P/D-Ratio, alpha) ist *momus* nicht oder nur schwer von *sudetica* zu unterscheiden; in den anderen Merkmalen ist sie intermediär zwischen *melampus* und *sudetica*. Dabei sind die untersuchten Populationen nach ihren Valvenmerkmalen ziemlich homogen. Die Ausprägung *sudetica*-ähnlicher Flügelmerkmale ist aber recht unterschiedlich und erlaubt eine weitere Zweiteilung der Gruppe.

Trennbarkeit

Wenn man Einzeltiere betrachtet, findet man in jeder Population Exemplare, die man zu *melampus* oder zu *sudetica* stellen kann, zudem aber, für jedes Merkmal, eine beträchtliche Zahl von Übergängen. Das erweckt den Anschein einer kontinuierlichen morphologischen Variationsreihe, die von *melampus* über *momus* zu *sudetica* führt. Auf Populationsniveau jedoch zeigt sich eine geographisch bedingte, variationsstatistische Diskontinuität, die es bis jetzt ermöglichte, jede Population anhand einer kleinen Stichprobe eindeutig entweder als *melampus* oder als *momus* oder als *sudetica* zu bezeichnen. Somit gliedert sich der *E. melampus*-Komplex zwangsläufig in drei morphologisch-geographische Einheiten.

Kontaktzonen und eventuelle Sympatrie

melampus-momus

Aus dem Grenzgebiet *melampus* / *momus* liegt eine Reihe sehr kleiner, aber brauchbarer Serien vor. Tiere aus Ischgl, Sankt Anton und Serfaus (Tirol) gehören eindeutig zu *melampus*; Tiere aus dem Kautal dagegen gehören zu *momus*. Offenbar bildet hier das Inntal die Grenze. Zwischen Ortleralpen und Ötztaler Alpen (Stichproben von Solda und Schnalstal) bildet das Etschtal eine natürliche Barriere. Es gibt aber Hinweise dafür, daß sich wenigstens auf dem rechten Etschufer Mischpopulationen befinden. Es liegen 7 Tiere aus dem Martelltal und 3 aus Vermiglio vor (leg. W. Arnscheid). In beiden Stichproben finden

sich nebst Tieren, die eindeutig zu *melampus* zu stellen sind (das heißt also, daß zumindest ein Merkmal außerhalb der Streubreite sämtlicher *momos*-Populationen liegt), auch Tiere, die zweifellos zu *momos* gehören (also zumindest ein Merkmal außerhalb der Streubreite sämtlicher *melampus*). Obwohl es sich um sehr wenig Tiere handelt, ist klar, daß hier eine Vermischung von *melampus* und *momos* vorliegt. Eine Analyse größerer Serien aus diesem Gebiet wäre dringend erforderlich, um eine eventuelle Hybridisation feststellen zu können.

sudetica-momos

Aus den Ostalpen sind bisher keine *sudetica*-Populationen bekannt. *E. momos* und *sudetica* sind also, soweit wir wissen, völlig allopatrisch.

sudetica-melampus

E. sudetica und *melampus* treffen an zwei Stellen in den Alpen aufeinander : im Berner Oberland und in den französischen Alpen. Ein sympatrisches Vorkommen ist in der Literatur mehrmals erwähnt worden, und zwar bei Grindelwald (Bretherton, 1966 ; Forster & Wohlfahrt, 1976 ; Réal, 1988). Es fehlen aber Originalmeldungen oder Hinweise darauf. Wahrscheinlich gehen diese Angaben auf Warren zurück, der zunächst (1936) aus Grindelwald nachdrücklich *E. melampus* nennt und später (1949) sowohl *melampus* als *sudetica* aus den Berner Alpen erwähnt, was auch richtig ist. Nach Bretherton (1966) wird die Kohabitation von Sonderegger (1963) bestätigt, indem er sagt : "Unter meiner Grindelwaldner Ausbeute brachte ich auch zwei *E. melampus* ssp. *tigranes* mit nach Hause." Die Tiere wurden aber in einem Biotop (trockenen Straßenrand, östlich des Dorfes) gefangen, wo *E. sudetica* nicht fliegt (Sonderegger, in litt.). Trotz intensiver Suche hat Sonderegger später an dieser Stelle nie mehr *E. melampus* beobachtet ; auch von anderen sind weder Fundmeldungen noch Belegstücke bekannt. Er nimmt an, daß die Tiere beim Straßenbau verschleppt wurden. Auf jeden Fall ist *melampus* dort nicht bodenständig. Neulich wurde auch in der Schweizer Literatur der vermeintlichen Kohabitation von *melampus* und *sudetica* deutlich widersprochen : "*E. sudetica* kommt in der Schweiz nur in der Umgebung von Grindelwald vor und ist gegenwärtig weitgehend von *E. melampus* getrennt" (Lepidopterologen-Arbeitsgruppe der Schweiz, 1987).

Auch aus den französischen Alpen ist ein Fall von Sympatrie gemeldet worden : in einer Serie von 85 Stück *E. sudetica*, die vor dem letzten Weltkrieg im Massiv de Belledonne gesammelt wurde, fand Réal (1988) (nebst einigen zweifelhaften Weibchen) ein einziges *melampus*-Männ-

chen. Eine *melampus*-Population wurde aber nie gefunden. In den letzten Jahren konnte in diesem Gebiet nur *sudetica* nachgewiesen werden. Ein sympatrisches Vorkommen an dieser Stelle ist daher unbewiesen. Etwas östlicher fand Savourey (in litt.) eine Kontaktstelle von *melampus* und *sudetica*. Obwohl es im Gelände keine natürliche Barriere gibt, vermischen die beiden sich nicht (2). Es muß also festgestellt werden, daß bis jetzt keine einzige Stelle bekannt ist, an der *melampus* und *sudetica* unter Beibehaltung ihrer spezifischen Merkmale ständig zusammenfliegen. Es fehlt also bislang der Beweis für einen vollendeten Speziationsprozeß.

Geographische Verbreitung und Variation

Die melampus-Gruppe

Das *melampus*-Areal umfaßt die Alpen westlich der Grenze von *momos*, ausgenommen die *sudetica*-Enklave bei Grindelwald und die französischen Westalpen (Abb. 6). Allgemein werden zwei ssp. anerkannt: nominotypische *melampus* (locus typicus: Graubünden), und ssp. *tigranes* Fruhstorfer, 1910 (l.t.: Chamonix). Letztere ist größer und reicher gezeichnet. Inwiefern sie sich geographisch trennen lassen, ist aber ungenügend bekannt (3). Auf jeden Fall gibt es intermediäre Populationen, die von Fruhstorfer (1910) sogar als ssp. *augurinus* beschrieben wurden.

Die momos-Gruppe

Diese Gruppe bewohnt die Ostalpen; fehlt offensichtlich in den Karawanken und den Julischen Alpen, in den Venezianischen Alpen und den Lessinischen Alpen, und im Dachsteingebiet. Innerhalb dieser Gruppe gibt es große Unterschiede im Habitus. Sehr auffallend ist der bereits erwähnte Unterschied zwischen den Populationen aus dem Stubaital, den Gurktaler Alpen und den Niederen Tauern auf der einen Seite, und den übrigen Populationen auf der anderen Seite. Obwohl genitaler kein Zweifel daran besteht, daß alle der *momos*-Gruppe angehören, haben die Flügelmerkmale der ersten Gruppe eine so starke *sudetica*-Prägung, daß die Fruhstorfer'schen *momos*-Merkmale auf sie nicht mal zutreffen ("Klein, Längsbinde schmal und sehr dunkel,

(2) Ein ähnliches Verhalten ist die Regel bei den alpinen Vertretern der *E. tyndarus*-Gruppe (DE LESSE, 1952; LORKOVIC, 1957; LORKOVIC & DE LESSE, 1954).

(3) Sogar Warren hatte seine Mühe damit: die Populationen aus dem Berner Oberland (Kandersteg und Niesen) stellte er zuerst zu *melampus* (WARREN, 1936), später zu *tigranes* (WARREN, 1949).

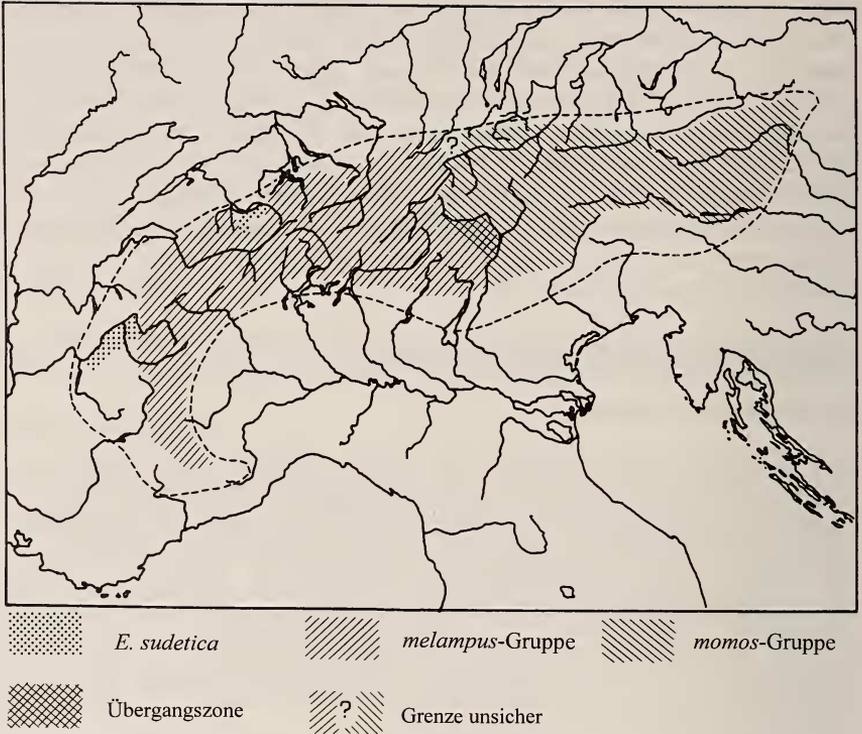


Abb. 6. Verbreitung der drei Formen innerhalb der Alpen. Teilweise nach Willien (1986), Gonseth (1987), Verity (1953).
Gestrichelte Linie : Grenze des Alpenraumes.

unterseits mit unbedeutenden gelblichen Makeln”) (siehe Abb. 7). Sie wird hier deshalb als neue Subspezies betrachtet.

Erebia melampus momos Fruhstorfer, 1910

Die ssp. *momos* ist verbreitet in den Dolomiten, den Karnischen Alpen und den Hohen Tauern, und nach Westen hin, allerdings weniger typisch, in den Öztaler Alpen.

Erebia melampus semisudetica **ssp.n.** (Abb. 7)

HOLOTYPUS : ♂, “Neustift-Tirol, Austria. Elferhütte, 1800 m., 6.VIII.91. F. Cupedo leg.”, in Coll. F. Cupedo.

PARATYPEN : 40 ♂♂ und 10 ♀♀, gleiche Funddaten, in Coll. F. Cupedo, und Coll. Institut für taxonomische Zoologie (Zoologisches Museum), Amsterdam.

Die äußerst lebhaft gefärbte und reich gezeichnete Form der Stubaier Alpen. Genital von *E. melampus momos* nicht zu unterscheiden ; die Ocelle in Zelle 6 der Vorderflügeloberseite häufig vorhanden (>35% der Tiere) ; Fleck in Zelle 1c der Hinterflügelunterseite oft vorhanden (17-25% der Tiere).

VERBREITUNG : Stubaier Alpen, Österreich. Zu diesem Taxon sind nach derzeitiger Kenntnis auch die Populationen der Gurktaler Alpen und der Niederen Tauern zu rechnen. Die Frage, ob wirklich eine Arealdisjunktion vorliegt, muß dahingestellt bleiben, weil im Moment kein

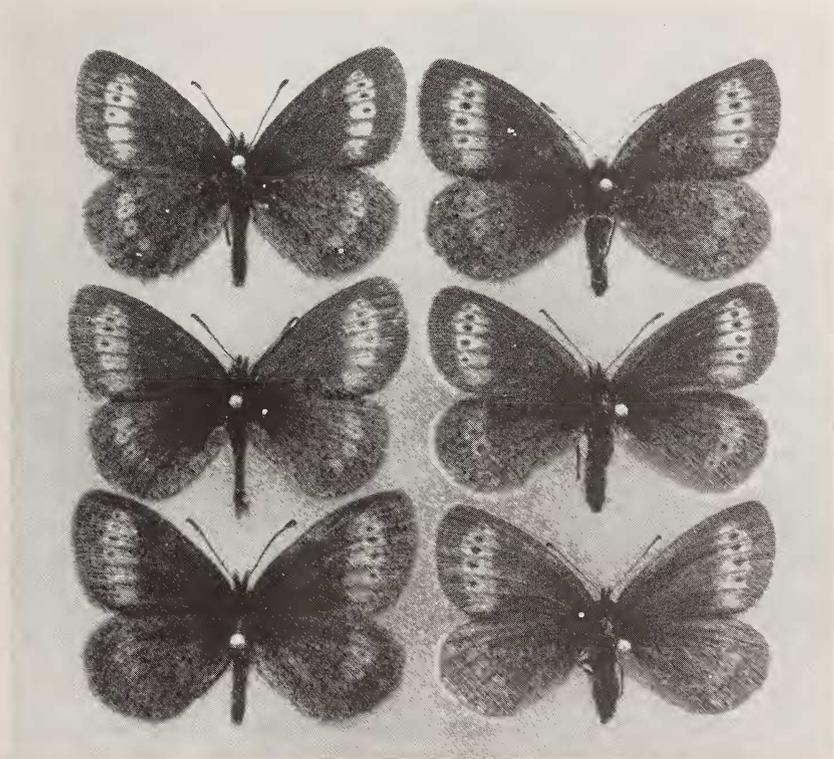


Abb. 7. *Erebia melampus semisudetica* ssp.n.
Neustift (Österreich, Tirol), 1800 m, 6.VIII.91, 3 ♂♂ (links) und 3 ♀♀ (rechts). Oben links : Holotypus.

Material aus den verbindenden Gebirgszügen (Zillertaler, Kitzbühler und Salzburger Alpen) vorliegt.

Die sudetica-Gruppe

Das Areal von *sudetica* ist größtenteils extra-alpin und stark disjunkt. Unser Wissen bezüglich ihrer Verbreitung erweitert sich ständig. Folgende Übersicht ist aktuell. Nur von einem Fundort (auf der polnischen Seite der Sudeten) besitze ich keine Belegstücke.

E. sudetica sudetica Staudinger, 1861

Nur in den Sudeten (Gesenke oder Jeseník). In Tschechien heute nur noch an fünf Stellen im Altvatergebirge (Hrubaý Jeseník): Altvater (Praded), Große Kessel (Velký Kotel), Karelsbrun (Karlova Studánka), Hohe Haide (Rejvíz) und Schweizerei (Skrítek) (Stiova, 1988). Fliegt auch auf der polnischen Seite der Sudeten: Ladek Zdroj (Krzywicki, 1982; Kudrna, 1986). Alte Angaben aus der Tatra konnten nicht bestätigt werden: das vorhandene Material erwies sich als *E. epiphron* (Moucha, 1959).

E. sudetica radnaensis Rebel, 1915

In den Nordkarpaten nur auf der Südseite des Rodnaer Schneegebirges; in den Südkarpaten bekannt aus dem Retezatgebirge und aus dem Ciucasgebirge (König, 1975). Von Hormuzaki (1901) zitiert alte Funde aus dem Buceggebirge. Neuere Nachweise fehlen.

E. sudetica liorana de Lesse, 1947⁽⁴⁾

Bewohnt ein engbegrenztes Gebiet im französischen Zentralmassiv (Plomb du Cantal, Puy Mary) (Bretherton, 1966a; Burton, 1977; Perceval, 1976; Willien, 1990).

E. sudetica inalpina Warren, 1949

Fliegt an den Südhängen des Faulhornmassivs (Grindelwald, Berner Alpen, CH); wurde neulich auch im Lauterbrunnental, bei Stechelberg entdeckt (M. Delnoy leg.)

⁽⁴⁾ Von DE LESSE (1947) als ein Quadrinomen beschrieben: *Erebia melampus* ssp. *ijgranes* *race lioranus*. Weil aber de Lesse nachdrücklich betont, mit "race" sei das Äquivalent des englischen "form" gemeint, ist *liorana*, gemäß Artikel 45g-ii-1 der Code (ICZN, 1985), als von subspezifischem Rang zu werten, da der Name vor 1985 als verfügbar behandelt und als Name einer Subspezies anerkannt worden ist (WARREN, 1949; 1961).

E. sudetica belledonnae ssp.n. (Abb. 8)

HOLOTYPUS : ♂, "Le Rivier d'Allemont (F-38), Les Chaumes, 1650 m, 13.VIII.87, F. Cupedo leg." Zweites Etikett : "Gen. prep. nr. 769, F. Cupedo". In Coll. F. Cupedo.

PARATYPEN : 35 ♂♂ und 4 ♀♀, gleiches Etikett, in Coll. F. Cupedo und in Coll. Institut für taxonomische Zoologie (Zoologisches Museum), Amsterdam.

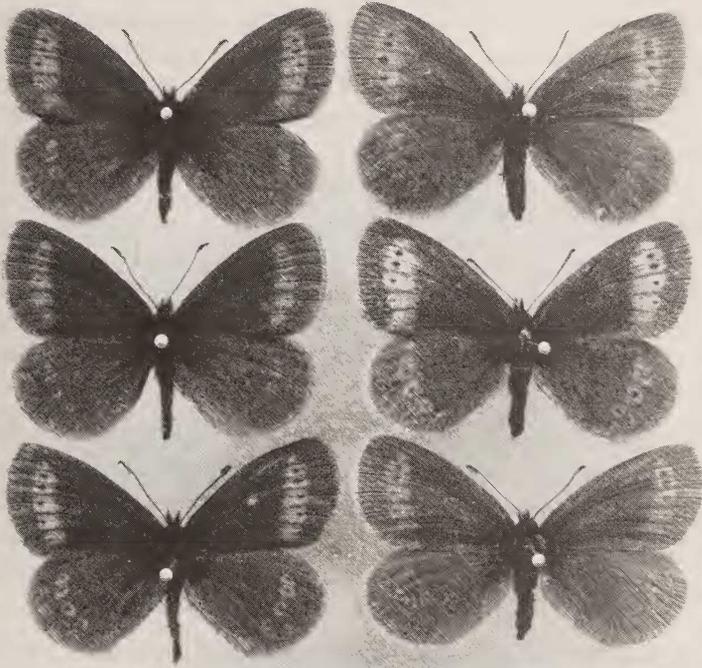


Abb. 8. *Erebia sudetica belledonnae* ssp.n.

Le Rivier d'Allemont (Frankreich, Isère), 1650 m, 13.VIII.87, 3 ♂♂ (links) und 3 ♀♀ (rechts). Oben links : Holotypus.

Die Falter sehen denen der ssp. *inalpina* ähnlich, unterscheiden sich von diesen durch die schmalere Postdiskalbinden mit weniger und beträchtlich kleineren Punkten (siehe Tabelle 10). Das verleiht ihnen auf den ersten Blick ein düsteres Aussehen. Aus diesem Grund und

Tabelle 10

Die Zahl der schwarzen Punkte auf der Vfl.Os.

	N	0	1	2	3	4	5
ssp. <i>inalpina</i>	196	—	—	1	12	24	63 %
ssp. <i>belledonnae</i>	264	5	—	12	38	29	16 %

wegen ihres völlig isolierten Vorkommens betrachte ich sie als eine distinkte Subspezies.

VERBREITUNG : Diese Subspezies bewohnt drei von tiefen Tälern getrennte Gebirgsstöcke in Isère und Savoie (französischen Alpen) : 1. Taillefer, 2. Belledonne - Arvan - Villards, 3. Le Grand Arc - La Lauzière - le Cheval Noir (Cupedo, 1987 ; Savourey, 1989). Ich nenne sie *belledonnae* ssp.n. nach dem Belledonnemassiv, wo ich 1981 die ersten Exemplare fing.

VARIABILITÄT : Die Tiere von La Toussuire sind etwas kleiner und schwächer gezeichnet als die der anderen Fundorte. Da aber Genaustausch mit der Belledonne-Population möglich ist, sind die Unterschiede offensichtlich ökologisch bedingt. Bei la Toussuire fliegt die Art in offenen, windexponierten Biotopen bis über 2200 m, in La Morte und le Rivier d'Allemont dagegen in windgeschützten Lichtungen unterhalb der Baumgrenze (1600 m) ⁽⁵⁾.

Es ist durchaus möglich, daß es in den französischen Alpen weitere, isolierte Vorkommen von *E. sudetica* gibt. Ich sah ein Exemplar aus Pralognan (M. Waber leg.), und zwei von Nevache (F. Borde leg.), konnte aber an beiden Stellen bisher keine Population auffinden.

Diskussion

Nach diesen Untersuchungen bildet der *Erebia melampus*-Komplex einen Formenkreis aus drei weitgehend allopatrische Gruppen. Nur *melampus* und *momos* treffen über die ganze Breite der Alpen aufeinander, wobei sich eine relativ schmale Übergangszone gebildet hat. Dies ist die übliche Situation, wenn zwei nah verwandte Taxa nach einer (glazialen) Isolation in sekundären Kontakt geraten (Bourgogne, 1952 ; Ford, 1962 ; Huxley, 1942 ; de Jong, 1972).

⁽⁵⁾ Die Population von la Toussuire ist das morphologische Äquivalent der ssp. *melampus* innerhalb der *melampus*-Gruppe. Es ist also denkbar, dass dem Unterschied zwischen ssp. *melampus* und ssp. *tigranes* in ähnlicher Weise ökologische Bedingungen zugrunde liegen.

Auffallend ist der weitgehend intermediäre Charakter der *momos*-Gruppe. Ein naheliegender Gedanke ist, daß es sich um eine Mischpopulation zwischen *melampus* und *sudetica* handelt. Diesen zu überprüfen, ist schwer möglich; seine Wahrscheinlichkeit läßt sich aber einigermaßen einschätzen:

Im Prinzip könnte eine solche Vermischung glazialen oder postglazialen Ursprungs sein. Letztere Möglichkeit ist aber aus verschiedenen Gründen sehr unwahrscheinlich: 1. Wenn nämlich *melampus* vom Westen her, und *sudetica* vom Osten her die Ostalpen besiedelt und sich gemischt hätten, müßten die Frequenzkurven von *momos* (Abb. 5) den Charakter von Additionskurven haben, also eine größere Streubreite aufweisen und dadurch flacher sein. Beides ist nicht der Fall. Gerade die häufigsten Varianten von *melampus* und von *sudetica* sind bei *momos* stark untervertreten; die Extremvarianten (vor allem von *melampus*) fehlen sogar ganz, auch in den westlichsten *momos*-Populationen. 2. Auch müßte man in dem Falle statt einer so charakteristischen Kontaktzone Merkmalgradienten finden. 3. Schließlich wäre es nur schwer verständlich, wie in den Ostalpen eine so innige Vermischung stattfinden konnte, während im Berner Oberland und in den französischen Alpen eine so strenge Vikarianz aufrechterhalten blieb.

Eine Vermischung während des jüngsten Glazials ist dagegen nicht ganz auszuschließen. Wenn, wie heute, die präglaziale *melampus* in den Alpen beheimatet war und *sudetica* in den Karpaten, könnte in einem gemeinsamen Teil ihrer Refugien (im Periglazialraum zwischen Alpen und Karpaten) eine innige, langfristige Vermischung ihrer Genpools zustande gekommen sein. Für das Fehlen der Extremvarianten können wegen des langen Zeitraums sowohl Selektionsprozesse als genetische Drift verantwortlich sein. Eine Voraussetzung wäre allerdings, daß *melampus* und *sudetica* damals schon weitgehend morphologisch differenziert, dagegen nicht oder kaum reproduktiv isoliert waren.

Auf jeden Fall weist alles darauf hin, daß *momos* entweder als eine Mischform oder als eine selbständige phylogenetische Einheit spätestens während des Würmglazials entstanden ist.

Bei der *sudetica*-Gruppe geht die Zersplitterung des Areals und die daraus erfolgte morphologische Differenzierung zum Teil schon auf eine würmglaziale Disjunktion zurück (Cupedo, unveröffentlicht). Die Abtrennung der *sudetica*-Gruppe im ganzen muß also erheblich früher stattgefunden haben.

Um die drei Gruppen taxonomisch einzustufen zu können, müßte ihr reproduktiver Isolationsgrad bekannt sein. Durch die fast vollständige

Allopatrie ist das unmöglich. Nur Hybridisationsversuche können darüber Aufschluß geben. Beim Genus *Erebia* gibt es davon schon ein-drucksvolle Beispiele (Lorkovic, 1961).

Zur Feststellung des genetischen Differenzierungsgrades haben sich enzymelektrophoretische Methoden als sehr geeignet erwiesen (Geiger, 1988 ; Geiger, 1990 ; Lattes *et al.*, 1994). Beim *E. melampus*-Komplex jedoch geben sie bislang geringen Halt. Für die *melampus*-Gruppe und die *sudetica*-Gruppe fand Loertscher (1988) eine genetische Distanz (D, Nei, 1972) von 0.48, die *momos*-Gruppe blieb jedoch außer Betracht.

Der Speziationsgrad, der genetische Differenzierungsgrad, und sicherlich die phylogenetischen Beziehungen der Glieder des *E. melampus*-Komplexes bleiben somit weitgehend unklar. Deshalb sollte man aus rein praktischen Gründen nomenklatorisch jetzt alles beim alten belassen, das heißt : *melampus* und *sudetica* als zwei Arten und die ssp. der *momos*-Gruppe als ssp. von *melampus* behandeln. Nicht weil das richtig wäre, sondern weil jede Alternative im Moment genau so spekulativ wäre und unnötigerweise nomenklatorische Verwirrung verursachen würde.

Dankwort

Einen Teil des Materials, das dieser Arbeit zugrunde liegt, verdanke ich der Sammeltätigkeit meiner Kollegen. Von einigen Fundorten hätte ich kein oder weitaus weniger Material gehabt ohne die Hilfe von : Marcel Prick und Wim Hoen (Niederlande), Wilfried Arnscheid und Dr. Günther Achenbach (Deutschland), Prof. Dr. Vladimir Sterba und Dr. Lubomir Stiova (Tschechien) und Prof. Andreas Szabó (Rumänien). Dank der Bewilligung von Ben Brugge und Wim Hogenes konnte ich das umfangreiche Material der Sammlung des Zoologischen Museums Amsterdam studieren. Dr. Mathias Loertscher (Bern, Schweiz) gab mir wichtige Hinweise für die statistische Bewertung der Daten. Besonders erkenntlich bin ich Dr. Peter Roos (Sprockhövel, Deutschland) und Prof. Dr. Zdravko Lorkovic (Zagreb, Kroatien), deren sachverständliche Kritik die endgültige Fassung des Manuskripts mitbestimmt hat, und Marcel Prick, ohne dessen Bemühungen der deutsche Text voller Fehler geblieben wäre.

Literatur

- BOURGOGNE, J., 1952. *Melitaea athalia athalia* Rott. et *M. athalia helvetica* Ruhl (*pseudathalia* Rev.) en France. Étude biogéographique. (Lép. Nymphalidae). *Annls Soc. ent. Fr.* 121 : 131-176.
- BRETHERTON, R. F., 1966. A distribution list of the butterflies (Rhopalocera) of western and southern Europe. *Trans. Soc. Br. Ent.* 17(1) : 1-94.

- BRETHERTON, R. F., 1966a. Butterflies in the French Massif Central, July 1966. *Entomologist's Rec. J. Var.* 78 : 245-251.
- BURTON, G. N., 1977. Further notes on *Erebia* in the French Massif Central. *Entomologist's Rec. J. Var.* 89 : 201-204.
- CUPEDO, D. F., 1987(88). *Erebia sudetica* Stgr. en Isère et en Savoie (Lép. Nymphalidae, Satyrinae.) *Alexanor* 15 (3) : 168-169.
- FORD, E. B., 1962. Butterflies. 368 pp. Collins, London.
- FORSTER, W. & WOHLFAHRT, T. A., 1976. Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Band II : Tagfalter.(2te Auflage). 180 pp. Franck'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- FRUHSTORFER, H., 1910. Neue palaearktische Satyriden (2). *Ent. Z.* 24 : 3-4.
- GEIGER, H. J., 1988. Enzyme electrophoresis and interspecific hybridisation in Pieridae (Lepidoptera). The case for enzyme electrophoresis. *J. Res. Lep.* 26 (1-4) : 64-72.
- GEIGER, H. J., 1990. Enzyme electrophoretic methods in studies of systematics and evolutionary biology in butterflies. In Kudrna, O. (Ed.) : Butterflies of Europe, Vol. 2 : Introduction to lepidopterology. pp. 397-436. Aula-Verlag, Wiesbaden.
- GONSETH, Y., 1987. Verbreitungsatlas der Tagfalter der Schweiz (Lepidoptera, Rhopalocera). Documenta Faunistica Helvetiae 6. 242 pp. CSCF, Neuchâtel.
- HIGGINS, L. G., 1975. The classification of European butterflies. 320 pp. Collins, London.
- HIGGINS, L. G. & RILEY, N. D., 1980. Elseviers Vlindergids. 2de druk. 434 pp. Elsevier, Amsterdam.
- HOFFMANN, F. & KLOS, R., 1914. Die Schmetterlinge Steiermarks (1). *Mitt. naturw. Ver. Steierm.* 50 : 184-323.
- HORMUZAKI, C. VON, 1901. Ueber die in den Karpathen einheimischen Arten der Gattung *Erebia* Dalerm. und deren Beziehungen zur pleistozänen Fauna Mitteleuropas. *Dt. ent. Z. Iris* 14 : 353-380.
- HUXLEY, J. S., 1942. Evolution : the modern synthesis. George Allen & Unwin, London.
- ICZN, International Commission on Zoological Nomenclature, 1985. International Code of Zoological Nomenclature, 3rd edition. 338 pp. International Trust for Zoological Nomenclature, London and University of California Press, Berkeley & Los Angeles.
- JONG, R. DE, 1972. Systematics and geographic history of the genus *Pyrgus* in the palaeartic region (Lepidoptera, Hesperidae). *Tijdschr. ent.* 115 (1) : 1-121.
- KONIG, F., 1975. Catalogul colectiei de lepidoptere a muzeului banatului. *Comitetul de cultura si educatie socialista judetul timis muzeul banatului Timisoara* 16 : 236-240.
- KRZEWICKI, M., 1982. Der gegenwärtige Stand der Tagfalterfauna Polens unter besonderer Berücksichtigung ihrer Bedrohung. *Nota lepid.* 5 (1) : 3-16.
- KUDRNA, O., 1986. Butterflies of Europe, vol. 8 : Aspects of the conservation of butterflies in Europe. 323 pp. Aula Verlag, Wiesbaden.

- LATTES, A., MENSI, P., CASSULO L. & BALLETO, E., 1994. Genotypic variability in western European members of the *Erebia tyndarus* species group (Lepidoptera, Satyridae). *Nota lepid.*, Suppl. 5 :93-104.
- Lepidopterologen-Arbeitsgruppe der Schweiz, 1987. Tagfalter und ihre Lebensräume. Arten-Gefährdung-Schutz. xi-515 pp. Schweizerischer Bund für Naturschutz, Basel.
- LESSE, H. DE, 1947. Contribution à l'étude du genre *Erebia*. *Revue fr. Lépidopt.* 11 : 97-118.
- LESSE, H. DE, 1951a. Contribution à l'étude du genre *Erebia* (4^{me} note). Répartition d'*E. pandrose* (Borkh.) et de la sous-espèce *sthennyso* Grasl. dans les Pyrénées. *Vie et Milieu* II : 267-277.
- LESSE, H. DE, 1951b. Étude biométrique des formes d'*Erebia epiphron* (Knoch), des Vosges, d'Auvergne, et des Pyrénées. *Revue fr. Lépidopt.* 13 : 3-9.
- LESSE, H. DE, 1952. Contribution à l'étude du genre *Erebia*. Répartition de *E. tyndarus* Esp. et *E. cassioides* R. et Hohenw., dans la partie occidentale du Valais. (Lép., Satyridae) (1). *Entomologiste* 8 (3-4) : 65-70.
- LOERTSCHER, M., 1988. Populationsbiologische und systematische Untersuchungen an Schmetterlingsarten der Gattung *Erebia* (Lepidoptera, Satyridae). Lizentiatsarbeit Zool. Inst. Universität Bern.
- LORKOVIC, Z., 1938-1942. Studien über den Speziesbegriff, II. Artberechtigung von *Everes argiades* Pall., *E. alcetas* Hffg. und *E. decolorata* Stgr. *Mit. münch. ent. Ges.* 28 : 215-246 ; 32 : 599-624.
- LORKOVIC, Z., 1953. Spezifische, semispezifische und rassische Differenzierung bei *Erebia tyndarus* Esp. *Extr. Rad. Acad. Yougoslave* 294 : 269-358.
- LORKOVIC, Z., 1957. Die Speziationsstufen in der *Erebia tyndarus*-Gruppe. *Biol. Glasn.* 10 : 61-110.
- LORKOVIC, Z., 1961. Abstufungen der reproduktiven Isolationsmechanismen in der *Erebia tyndarus*-Gruppe und deren Systematik. *Int. Congr. Ent.* (11) 1 : 134-142.
- LORKOVIC, Z. & LESSE, H. DE, 1954a. Nouvelles découvertes concernant le degré de parenté d'*Erebia tyndarus* Esp. et *E. cassioides* Hohenw. *Lambillionea* 14 (9-10) : 58-67 ; 14 (11-12) : 78-86.
- MOUCHA, J., 1959. Neueste Forschungsergebnisse über unsere Lepidopterenfauna und deren Bedeutung für die Lösung Zoogeographischer Fragen in der Tschechoslowakei. *Sb. faun. Práci ent. Odd. nár. Mus. Praze* 4 : 3-81.
- NEI, M., 1972. Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106 : 283-292.
- PERCEVAL, M. J., 1976. Notes on the *Erebia* of the French Massif Central. *Entomologist's Rec. J. Var.* 88 : 421-245 ; 324-329.
- RÉAL, P., 1988 (89). *Erebia sudetica* Stgr. et *E. melampus* Fuesslin dans la chaîne de Belledonne (Isère). (Lép. Nymphalidae, Satyrinae). *Alexanor* 15 (7) : 387-389.
- SAVOUREY, M., 1989 (90). *Erebia sudetica* Stgr. et *E. melampus* Fuesslin en Savoie : le point sur leur répartition connue (fin 1989). (Lep. Nymphalidae, Satyrinae). *Alexanor* 16 (4) : 195-199.

- SIJARIC, R., 1980. Lorkovic's method of the total and partial transitions in biosystematic investigations. *Acta ent. Jugosl.* 16 : 19-28.
- SONDEREGGER, P., 1963. *Erebia sudetica* Stgr., eine in der Schweiz wenig bekannte Tagfalterart. *Mitt. ent. Ges. Basel* 13 (4) : 53-55.
- STANGELMAIER, G., 1979. Beiträge zur Kenntnis der Schmetterlingsfauna von Kärnten und Ost-Tirol (Insecta : Lepidoptera). VI. Weitere interessante Fundmeldungen von Macrolepidopteren für die Landesfauna. *Carinthia II*, 89 : 305-312.
- STAUDINGER, O. & WOCKE, M., 1861. *Catalogus der Lepidopteren Europa's*. Dresden.
- STIOVA, L., 1988. Vyskyt skácu rodu *Erebia* (Lepidoptera Satyridae) v Hrubém Jeseníku. *Cas. slezsk. Mus. Opave, (A) Vedy Prirodni*, 37 : 115-133.
- VERITY, R., 1953. *Le farfalle diurne d'Italia. V. Satyridae*. 354 pp. Casa Editrice Marzocco S.A., Firenze.
- WARREN, B. C. S., 1936. *Monograph of the genus Erebia*. 407 pp. British Museum (Nat. Hist.), London.
- WARREN, B. C. S., 1949. Three hitherto unrecognised European species of *Erebia* (Lepidoptera : Satyridae). *Entomologist* 82 : 97-104.
- WARREN, B. C. S., 1961. Structural characteristics of *Erebia sudetica* and *Erebia melampus*. *Entomologist's Rec. J. Var.* 73 : 188-189.
- WILLIEN, P., 1990. Contribution lépidoptérologique française à la Carthographie des Invertébrés Européens (C.I.E.) XVI. Le genre *Erebia*. (Lépidoptères Nymphalidae Satyrinae). *Alexanor* 16 (5) : 259-290.